第10卷 第4期 植物分类学报 Vol. X, No. 4
1965年10月 ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA Oct., 1965

馬先蒿屬的花粉形态和其与分类系統的关系 II

钟补求 張金談
(中国科学院植物研究所)

PALYNOLOGICAL STUDY OF PEDICULARIS AND ITS RELATION WITH THE TAXONOMIC SYSTEMS OF THE GENUS II

P. C. Tsoong K. T. Chang
(*Institutum Botanicum, Academia Sinica*)

第二部分 馬先蒿屬的花粉形态与本屬分类系統和地理分布間的关系

本文第一部分(植物分类学报十卷257—281页,1965)已提供了本属一些有代表性种类的花粉形态资料,在这一部分里,这些资料将从分类学和植物地理学观点被进一步探讨,试阐明其间的相互关系。讨论拟分为以下三个方面。

一、以花粉形态与分类系统相核对

在这一题目下,我们试以花粉形态方面所得的结果来检验我们分类系统是否合理。这方面也可按三类不同情况来谈:

I. 花粉形态给予系统以支持的——按重要性的不同,又可分成以下两项:

(I) 系统的骨架和整体的安排问题——无可否认,所有有关系统安排的事项,沒有再比它的骨架问题更重要的了。有关我们系统骨架的一个显似比较次要、但实际上却是一个先决的问题是本属中互生的还是对(輪)生的叶序较为原始的问题。从前研究过本属的人,除了李惠林博士之外,都认定互生叶序为原始。在这一问题上,除了外部形态方面的论点,还沒有在其他方面得到决定性的证据,这一次却在花粉形态的帮助下获得了肯定的答案。花粉形态研究的结果指出,三沟类型是本属中最原始的花粉,而这一类型却只在四个互生叶、而沒有在任何对(輪)生叶类羣中出现这一事实,给我们指出了到底那一种叶序是原始的。我们所以有必要先把这一点提出来,为的是在后面寻找骨架中的两个主要的基本羣时,就不用再去考虑对(輪)生叶的类羣了。

我们系统的骨架是建立在两个基本花冠型式和随之而来的两个基本羣之上的(参阅一[1],80页和以后各页的讨论)。在花粉的类型方面,正象前面才提到的那样,只有四个类

1) 与第一部分中一样,这里的"一",是代表我们"马先蒿属的一个新系统"一文中的第一篇的,这发表在植物分类学报四卷2—4期中(1955);同一文的第二篇发表于同一刊物五卷一期(1956),在下文中将以"二"来代表;第三篇发表于五卷四期(1956),以"三"来代表,而最后一篇则发表于植物学报九卷3—4期(1961),以"四"来代表。在这四篇的"一"中,在末后附有一张"马先蒿属诸分类阶层间相互关系表解",在本文中均简作"表解"。在1963年出版的中国植物志68卷,里面大部包括本属的种类,在下文中简作"植物志"。

羣有着最原始的三沟类型，那就是 Sceptrum、Neosceptrum、Dolichomiscus 和 Apocladus 这四个羣中的与羣同名的四个亚羣。在 Neosceptrum 亚羣中，仅 Striatae 系的 *P. furbishiae* S. Watson 一个种有三沟花粉。在 Dolichomiscus 亚羣中，情况也差不多，除了开端的 Acaules 系有三沟花粉 (*P. artselaeri* Maxim.，也许还有 *P. acaulis* Wulf)以外，从随后的 Vagantes 系开始，几乎全部具有二合沟花粉(在几乎是最高的进化阶段上还有一个含有三合沟花粉的 *P. batangensis* Bur. et Franch.)。在 Apocladus 亚羣中，情况也与前两亚羣相类似，只不过 *Foliosae* 系的一个种，*P. condensata* M. Bieb. 有三沟的花粉，而且在这里它更孤立在全部含有二合沟花粉的种类之中(这种现象我们还要在后面加以讨论)。反过来看一下 Sceptrum 亚羣又如何呢 (参阅第一部分內表四)? 在那里，除了具有相当长喙的 *P. rhodotricha* Maxim. 和几乎达到进步顶峯的 *P. excelsa* Hk. f. 各自地有着三合沟和二合沟的花粉外，其他检查过的种类完全属于三沟类型。这种以几乎独占三沟类型的 Sceptrum 为一方，和只有个别三沟类型的种类出现的那四个类羣为另一方的对比，清楚地指示了那一个羣是本属中最原始的类羣。在 Sceptrum 亚羣中，这种贯穿在整个类羣之中的、几乎为别的类羣所沒有的三沟花粉，也正象几乎为其所独占的下唇边缘的长鬓毛、由无齿型不经过有齿型阶段而直接进入有喙型、和与此相联的舟形之盔(参阅一，图 1)等征状一样，更加強了我们把这一类羣作为一个基本羣，在系统的骨架中放在一端，以代表本属中有着连续性的、由形态征状所组成的链条环的两个断裂端之一的信心。

既然 Sceptrum 代表着本属形态链环的一个断头，那么另一断头又在那里呢? 我们只能到除了已经被确认为衍生的对(輪)生叶类羣之外所剩下的互叶羣中去找了，而这些就是 Neosceptrum、Dolichomiscus、Cladomania、Apocladus 与 Rhizophyllum 五个羣。在寻找与 Sceptrum 相对的基本羣的时候，当然不应任意指定一个类羣，而是应该挑选一个具备某些特定条件的来充当。这些条件应该是：它至少在形态上——包括外部的、和对本文说来尤其重要的花粉的形态上，表示出明显的对立性和原始性的、同时也应该是一个古老的而且在规模上与 Sceptrum 旗鼓相当的类羣。换句话说，我们正想要在这里找出来的是一个在花粉形态上能够与在外部形态上、规模上、和由地理分布推测出来的古老性等方面，取得最大相关性的类羣来作为 Sceptrum 的对手羣。现在试依顺序来一一检查上面所开列的五个类羣。

在 Neosceptrum 羣中的 Geophyllum 亚羣，只含有一个单模式的系，Hirtellae，而那个单独的种，*P. hirtella* Franch、含有三合沟类型的花粉。它在外部形态上除了盔端的二齿之外，具有基本上是 Sceptrum 所有的 Capitata-型花冠；它的局限于云南西北部的分布说明了它的现代性；这些使我们认为它的三合沟花粉是与 Sceptrum 羣中的进步的三合沟花粉 (*P. rhodotricha* Maxim.) 有着內在的联系。至于规模则以其单个的种就根本谈不上。因此，这个亚羣显然是不可能作为 Sceptrum 的对手羣的。

在同一羣中，那个与羣同名的亚羣在花粉类型上有一个属于 Striatae 系的种，*P. furbishiae* S. Watson，含有与 Sceptrum 相同的三沟花粉，这毫不含糊地显示了这个类羣与 Sceptrum 的紧密亲缘。与这种显示相符合，在花冠构造上，它的低级种类除了盔端双齿之外，也与 Sceptrum 毫无区别。在古老性方面，从其分布来推测，它出生在纬度较低的地方，因此也不能与北极起源的 Sceptrum 相并比。在规模上，它虽比 Geophyllum 在系和种

的数目上稍微多些，但也远非 Sceptrum 的对手。据此，它也不可能代表本属形态链环的另一断头。

次之，Dolichomiscus 羣也有两个亚羣。其中之一，Pteridioides，几乎与前一羣中的 Geophyllum 亚羣在任何方面沒有什么区别，只是种类稍稍多些。它的肇始种 *P. pteridifolia* Bonati 的三合沟花粉，也只能被认为与 Sceptrum 中的三合沟有內在关系。至于与羣有着同名的那个亚羣呢，也正与前一羣中与它相对的那个亚羣一样，它与 Sceptrum 的关系，也清楚地为其肇始种属于 Acaules 系的 *P. artselaeri* Maxim. 的三沟花粉所表明。虽然在规模上，它很足以与 Sceptrum 相对，而且在很前进的种类中出现为 Sceptrum 所绝对沒有的长管型花冠，但是 Acaules 的两个种的花冠型式却完全是 Capitata-型的；在较低纬度的分布上也照样表示出它的相对近代性。这些情况，尤其是三沟的花粉，完全排除了把这个羣作为 Sceptrum 对手羣的可能性。

第三就輪到了 Pedicularis 羣了。这个类羣从规模和从地理分布推测出来的古老性——它也出生在北极圈內——方面看来，都堪与 Sceptrum 相匹敌，但从形态观点来看，则事态就完全改观了。在花冠型式上，这一类羣中的较低级种类里面，有许多具有除了双齿以外基本上属于 Capitata-型的花冠构造；在有喙的种类中，则 *P. resupinata* Linn. 和它的近缘种之所以有反顾（resupinate）的花冠，也正因为它们有着作为 Capitata-型的基本征状之一的扭旋的花管。在花粉类型方面，我们也找到了最有意义的相关性。恰巧与我们单以从外部形态上得来的印象而作出其为衍生羣的判断相符合，在花粉类型上属于本属花粉进化中的次高级(再上面还有单沟或沟不明显的一级)的二合沟类型，自始至终地贯穿在这一类羣之中，这决然地表示了我们正在检查的对象是一个在形态上很前进的衍生类羣，很少可能作为与 Sceptrum 相对立的形态链环的另一断头！

再后的一个羣是 Apocladus，这个羣也含有两个亚羣，而其情況也与前一类羣相仿佛。论规模，它们可以被认为是足够的，但在其他方面则就不然了。在地理分布上，它们的起源也在较低的纬度上；虽然 Pseudapocladus 亚羣也有少数种类，如 *P. sudetica* Willd. 和 *P. groenlandica* Retz.，分布至北极，但是这些种类既不是低级的肇始种，也非北极的土著。在花冠形态上，后一亚羣又具有与 Sceptrum 相同的显系反行的（由大而小的）大小，而且在二齿型的 Sudeticae 系中就有了二合沟类型的前进的花粉（这里可惜我们沒有能检查 Limnogenae 系的两个种，*P. limnogena* Kern. 和 *P. olympica* Boiss. 的花粉）。至于 Apocladus 亚羣，虽然在外部形态上沒有表示出与 Sceptrum 有何特殊的联系，可是也沒有表示出何种眞正的对立征状；然而在花粉类型上却在 Foliosae 系中突然地出现了一个三沟花粉的种类，*P. condensata* M. Bieb.；正好与此相矛盾的是前进的二合沟类型又贯穿在除了这一种以外的全羣所有的种类中，而且在很高级的 Oxycarpae 系中，又出现了两个单沟的(或沟不明显)、代表本属花粉进化最高阶段的种类，*P. torta* 和 *P. davidii* Maxim.。按照逻辑，Apocladus 又显然不是我们所想要找的对象了。

现在只剩下最后的一个羣 Rhizophyllum 了。这里面的 Rhizophylliastrum 亚羣，在规模上有些与 Sceptrum 相当，但是纬度较低的分布则显示出它的近代性；在外部形态上，它也有着足够的与 Sceptrum 的对立性，但是也还有两个不足之点，这在下面再行指出。在花粉类型方面，则肇始的 Roseae 系里面，无齿型花冠的 *P. muscoides* Li 的三合沟，在进

入双齿型花冠的 *P. merrilleana* Li[1] 的时候，立即就变为二合沟类型了，这种迅速前进的情况也与 Sceptrum 亚羣在花粉上所显示的保守性不相对称，从而表示这个亚羣还不是我们所要找的最合理想的对象。

反过来看一看 Rhizophyllum 亚羣又如何？在规模上它是最能与 Sceptrum 相匹敌的类羣。在从地理分布推测而来的古老性上，它也完全可以与 Sceptrum 相伦比，它同样也是北极起源的。不但如此，有一点它完全与 Sceptrum 相同而与所有其他类羣不一样，那就是正象那一类羣以一个种，*P. sceptrum-carolinum* Linn.，把分布范围从北极扩展到中国而后再进化一样地，它也以 *P. oederi* Vahl 把它的分布推到了中国，而后再行进化。在花冠构造上，也只有这一亚羣具备最齐全的、从无齿型经过二齿型、多齿短喙型（P. rhynchodonta，参阅一，83 页，图 2，与植物志图版七十八），以达长喙型这种清晰的、典型的有齿阶段，以与 Sceptrum 的缺乏有齿型阶段形成鲜明的对比；这一点是为前一亚羣所缺少的。在体态方面，贯彻在这一亚羣之中的占体高大部的、密集的离心花序，也与 Sceptrum 的疏散向心的花序表现強烈的对照；而这一点也为前一亚羣所沒有或者不显著的。

试就花粉类型来看，三合沟的花粉在低进化程度的无齿型花冠的种类中出现之后，经过双齿型、多齿短喙型，以达于一些初级的长喙型种类而沒有变动，而这种迟迟不变的情况，是与除了 Sceptrum 以外所有互生叶羣不同的。这种情况意味着什么呢？按照我们的想法，本亚羣中三合沟花粉，正象这一类羣在花冠构造上一开始就取得了比较进步的、以直角伸张的下唇（本亚羣的肇始种 *P. flammea* Linn.）一样，不是从本属中其他类羣逐渐进化而来，而是一种截然的、原始性的征状，因此它应该与在 Sceptrum 亚羣中所见的 *P. rhodotricha* Maxim. 的三合沟花粉毫无亲缘上的內在联系。而且 Sceptrum 在到了相当高的有喙种类之后才取得三合沟的花粉而本亚羣则一开始就出现三合沟类型的事实，也指向同一意义。在许多方面表现出来的旗鼓相当的情况，也象在 Sceptrum 中一样，给我们以很大的信心，认为已然找到了本属形态链环的两个断头中的另一个了。

以上是从外部形态和其他方面与花粉类型之间的相互关系着眼的，现在再试就花粉的形状和大小来核对一下从前面论述中所得的结论。从花粉形态上看，我们知道 Sceptrum 亚羣几乎垄断了三沟花粉，而这种花粉又是唯一经过处理而不改变形状的类型，这也是与 Rhizophyllum 不同的一个要点。另外在形状进化上，两个基本羣也显示了根本性的不同。扁球形显然是前一类羣中低级种类的三沟花粉的特色（表四），这一特色到了 Rudes 系后面就截止了，而从 Dolichocymbae 系始，花粉类型虽仍属三沟，但形状则已经改为长球形了；再后面则在掺杂地出现近球形之后，就终止于这后一形状。在后一羣中，花粉形状经过处理必然有所改变。在表十六中，从无齿型花冠的 *P. oederi* Vahl 开始，一直到初级长管型的 *P. scullyana* Prain 为止的这些含三合沟花粉的种类[2]，都是球形的，在处理后则极轴一律短缩而变为扁球形，但是到了 Longiflorae 系，则在类型全部改为二合沟的同时，形状也由球形改为长球形，而在处理后，则极轴不是短缩而是伸长了；形状也就变为更长的长球形。这两个基本羣的有规律而又绝然不同的在花粉形状方面的表现，很清楚地显示了它们之间的对立性。

1) 参阅下面 II，2 项下（363 页）的讨论。
2) 中间有一个含有二合沟花粉的种类，*P. wallichii*Bunge。

再试以花粉大小来作比较。在这里我们也有同样饶有兴趣的发现，足以证明 Rhizophyllum 是与 Sceptrum 相对立的。我们知道在花冠大小上，这两个基本羣有着正好相反的趋向，前者是正行的，也就是由小而大的，而后者则是反行的，也就是由大而小的(参阅一，82 页，图 1 和 2)。现在如果我们检查一下本文第一部分表四和十六中花粉大小栏里的资料，就会看出这两个类羣在花粉大小上虽有局部的进退，但是总的趋势则显然是与花冠大小的方向相一致而是互相对立的，那就是 Sceptrum 是反行的而 Rhizophyllum 是正行的。这种有定向的大小变异，使得前一类羣中的三合沟类型的花粉，在大小上成为中等的，二合沟类型的则成为最小的，而在后一类羣中呢，则三合沟类型转而成为最小，而二合沟类型则成为中等大小或大的。这种在大小上相反的现象，也给予我们以为后一类羣中一开始就取得的三合沟类型，是与在 Sceptrum 高级种类中所见的、在本属以內由三沟型转变而成的三合沟类型毫无內在联系，而是另外的一种原始性三合沟类型的想法，以有力的支持。

在检查了两个基本羣的花粉形状和大小之后，再来看一下其他互生叶羣的情况也是必要的。在大小上，除了种类太少而看不出趋势的 Geophyllum 和 Pteridioides 之外，Dolichomiscus 虽在形状上稍稍表示一些规律，是从长球形走向近球形的，但在大小上却又毫无规律可言(表九)；在 Pedicularis 羣(表十)中，我们会看到球形在最低的和靠近进化顶点的种类中同时出现，而长球形则在中间不穩定地存在着，在大小方面也同样沒有任何肯定的趋向，这种情况也与花冠上沒有定向一样，是与这些类羣的异杂性 (heterogeneity) 相符合的。至于 Apocladus 亚羣呢，则情况有些不同，它在这方面是更与 Rhizophyllum 亚羣一致些，这表现在形状从球形变为长球形，而大小则与花冠型式一样是正行的。不过在这方面的特点，在重要性上决不可能超越这一个类羣从最低到最高程度的种类几乎都贯穿着二合沟类型，并且在高级种类中出现单沟(或沟不明显)的种类，以及正好与此相反的出现三沟花粉的种类的这些事实的。

在肯定了 Sceptrum 和 Rhizophyllum 的原始性，和其他类羣的衍生性之后，那我们的将两个断头放在两边，而以衍生类羣为其联接环节，沒有间断地放在两者之间的特殊的分类系统骨架，就得到了充分的证实。

(II) 系统中的其他问题

除了系统的骨架之外，还有一些较为次要之点，也都与花粉形态的特点相符合，因而得到了这方面的支持。第一点是衍生羣与基本羣在花粉形态上的关系。在类型上讲，以 Rhizophyllum 来与 Sceptrum 相比，前者由于直接以三合沟开始，更因此而较早地进入了二合沟的阶段，所以要比以三沟开始，而只有进化程度最高的种类才取得二合沟的后一类羣为前进，这一点似乎是与花冠一开始卽取得平张的下唇和在进化中正行的大小相一致的。但是恰恰与之相反，在衍生的羣中，无论是互生叶的抑或是对(輪)生叶的，在大多数的情况下，凡与前一类羣表示较亲切的关系的，都表现了一种保守的趋势，而在靠近后一类羣的这一边，则都显示了一种积极的前进趋势。这种情况，又巧妙地与这两个基本羣在另一种外部形态——体态——方面表示了一致性，因为前者一直到最高级的类型，都几乎一直保持着完全草质和不分枝而以其离心的花序占据大部体高的特色，而在后一类羣中，则分枝和木质化是很显著的特点。现在试看我们前面所提供的花粉形态表格。在靠

近 Sceptrum 这一边的衍生羣，如 Neosceptrum 亚羣(表五)、Cyclocladus 羣中(表六)的三个亚羣、Cyathophora 羣(表八)(虽然我们沒有检查在 *P. rex* C. B. Clarke 后面的、代表兼有舟形之盔和二齿型盔端的 *P. cyathophylloides* Limpr.)、Dolichomiscus 里面的两个亚羣(表九)和 Pedicularis 羣(表十)，如果不是直接以二合沟类型开始，那就必然只以单独一个具有比较原始花粉类型的种肇始的。反过来看一看 Rhizophyllum 这一边如何呢？Dolichophyllum 羣的四个亚羣里面的两个，Dolichophyllum 和 Dolichostachys (表十五)，Brachyphyllum 羣(表十四)中的 Brachyphyllum 亚羣(另一亚羣 Brachyphylliastrum 在外部形态上一开始卽为有喙型，所以难于知道它在花粉形态上的情况)、以及 Orthosiphonia 都至少以两个或更多的具有与其靠近的基本羣中原始种类相同的花粉类型、也卽是三合沟类型的种类开始，这一点显然与我们的中间类羣的安排相合。

我们现在再把上面所未提及的、而我们把它放在两个基本羣正中间的那个最复杂也是最有趣的 Sigmantha 羣(表十一)拿出来检查一下，看看与上面所说的是否相合。先看一下靠近 Sceptrum 这一方的 Rigiocaulus 亚羣，我们就发现它只以一个具三合沟花粉的种类，*P. salicifolia* Bonati 发轫，随后就卽转为全部含有二合沟类型花粉的种了。在 Rhizophyllum 这一方呢，Nothosigmantha 亚羣中的开端处属于 Cheilanthifoliae 系的三个种都具有三合沟。至于那个处于绝对正中间的 Sigmantha 亚羣，其肇始的 Plicatae 系，正象其外部形态明白地指向 Rhizophyllum 那样，在花粉类型上，被检查过的两个种，*P. plicata* Maxim. 和 *P. giraldiana* Diels 也都有着三合沟的花粉。在我们认为最异杂性的 Verticillatae 系中，则显由 Plicatae 而来的 *P. rupicola* Franch. 还是具有三合沟花粉的，只在到了 *P. roylei* Maxim. 和 *P. nana* C. E. C. Fisch. 才进而取得了二合沟花粉。这里有些使人感到出乎意外的是那些具有分枝的、而且木质化的体态，因而与 Pedicularis 羣显示亲缘的、象 *P. spicata* Pall. 和 *P. taqueti* Tsoong 这样的种类，其花粉类型却不是二合沟型的而是全属于三合沟类型，与我们所預期的不相符合；但是这也许正表示出这一类羣来源的复杂性，而这种难于逆料的情况也正好与它在整个系统中所处的正中的地位互相应称。

还可以提出来的一个小问题是某些明显地属于某一类羣、但在体态上或花冠构造上又有着特殊的地方，因而不能作为正统的种系发生线中的一个环节，而只能以孤立的状态和一种旁枝的形式，存在于我们的表解之中的种类，在花粉构造上也往往符合我们的看法，而与正统中的种类有着不相侔的类型。作为例子，我们可以随意提出几个种来。代表单模式的 Tsekouenses 系的 *P. tsekouensis* Bonati 在花冠上有着构造十分奇特的下唇，那就是三个向前的下唇裂片有着极长的柄(参阅一，85 页，图 3,C，及植物志图版一，3—5)。它在花粉构造上似乎也有其特点，在前后都是扁球形的情况下，它却是长球形的，不但如此，在花粉的大小上，在附近的种类中它也是很突出的，远远大过于其他近缘种。在 Dolichomiscus 亚羣(表九)中，Batangenses 系的单模式 *P. batangensis* Bur. et Franch. 也有仿佛的情形，它的在此类羣中所独有的木质化与特多分枝的体态和盔的直立部分前方的一对齿，正象前面已经提及过的那样，与正统传代线的种类很难取得协调，因此也造成了它的在安排中的孤立位置。在花粉形态上，它比在外部形态上所表现的更为孤立，因为它是这一亚羣中唯一具有三合沟花粉的种类，而这一三合沟又是出现在很多很多的二合沟种

类之后，而不是在二合沟之前，三沟之后(参阅表九)！最后，在 Rhizophyllum 亚羣中有一个 Macrorhynchae 系，也同样在表解中处于孤立的地位。代表这个单模式系的 *P. macrorhyncha* Li 有着明显的离心花序，但是又矛盾地生有极与 Sceptrum 亚羣中的高级种类象 *P. excelsa* Hk. f. 相象的花冠。在花粉形态上，它的花粉的类型与形状虽与前后的种类相协调，但是在大小上，它却以它的 31.2 μ 孤立在 24.7 μ 与 23.4μ 之间。由此可见从花粉形态得来的结果，即使在较为细致的方面，也常与从外部形态所得的结果，因而也与我们的系统安排相吻合的！

II. 花粉形态不予支持的——在我们的系统里，也有些点是得不到花粉形态的支持的。从这方面提供的材料中，我们可以做一些合理改进。兹将所见各点分述如下：

1. 在我们的表解里，我们在 Rhizophyllum 亚羣的开端处安放着 Hirsutae-verae 系，当时我们认那个系的范围为包含着 *P. flammea* Linn.、*P. oaderi* Vahl、*P. hirsuta* Linn.、*P. lanata* Cham. et Schl.、*P. albertii* Rgl. 以及几个局限于中国西南部的特有种。这个系原以离心开放的花序为其特点，以与其他形态相同而花序向心的种类 (Ser. Hirsutae-centripetae) 相区别。在快要发表"马先蒿属一个新系统(一)"的时候，我们注意到了 Erdtman 的花粉工作，在他的书中 *P. hirsuta* Linn. 被记载为具有二合沟的花粉，我们就曾在一，97 页中加上了一个附注，说明这一个种按其花粉形态看来，大有可能是一个异杂类羣而不是原始类羣的份子。在这一次较广泛的花粉研究之后，事情就更明显了，现在应该基本按照 Prain 氏的见解，把 Hirsutae-verae 与 Flammeae 分开，将 *P. hirsuta* Linn. 和 *P. lanata* Cham. et Schl. 放在 Hirsutae-verae 系中，而把其他的种作为 Flammeae 系，这样前一系就只有二合沟的种类，而后一系中则只有三合沟的种类了。然后再把 Flammeae 系放在 Rhizophyllum 的开端处，以与后面三合沟的 *P. pseudoversicolor* H.-M. 相衔接，而把 Hirsutae-verae 移至 Apocladus 亚羣的开端处，以求得合理的安排。

与上面一个问题相关联、我们还要谈到 Rhizophylliastrum 和 Apocladus 两个亚羣之间的关系。在前一类羣的开端处，我们在表解中安放着 Roseae 系，这个系按我们原来的意思包含着 *P. rosea* Linn.、*P. orthantha* Griseb. 和 *P. muscoides* Li 三个种。在地理分布上，前两个种是南欧的，而后一种则产中国西南部。现在从花粉形态看来，*P. rosea* Linn. 有着二合沟的花粉(虽然我们沒有 *P. orthantha* Griseb. 的标本，因而不知其花粉类型，但是推想起来，由其与 *P. rosea* Linn. 的密切关系，二合沟类型是有最大的可能性的)，而 *P. muscoides* Li 却有着与 Flammeae 系相同的三合沟花粉，因此，如果我们把后一个种提出来代表一个新的系，Muscoides 系，而放在 Rhizophylliastrum 的开端处，则一方面由于这个系里沒有不融洽的二合沟类型，使得这个亚羣能够表示出与 Rhizophyllum 更近的亲缘关系，另一方面又能够更切合地使 *P. muscoides* Li 成为产于同一地区(中国西南部和不丹)、而且显系由它而来、但是在花冠和花粉形态上都前进了一级的 *P. marrilliana* Li 的前驱种 (在后一种中，花冠属于双齿型而花粉属于二合沟类型)。至于 Roseae 系呢，则应该转移到 Apocladus 亚羣中去，把它放在 Hirsuta-verae 系(由 Rhizophyllum 亚羣移来)的上面(在表解中的位置顺从进化步骤而安排，故在上面，事实上是随在后面)，这样，就地理分布而言，它就与同产南欧的 Foliosae 系放在一起；在体态上，虽然 Foliosae 系和 Comosae 系的某些种类因生于海拔较低的地方而长得比较高大(参阅三，226 页)，因

而与 Roseae 的种类看起来不很调和,但是 Comosae 的另一些生在海拔较高处的种类和多生高山上的 Rostratae 系的成员,却与 Roseae 表示了极明显的形态联系,无疑有着传代的关系。更就花粉而言,它的去掉了三合沟的 *P. muscoides* Li 所剩下的二合沟种类,也与它前面的和后面的两个系里种类的二合沟花粉相统一,看来这似乎是一种合乎理想的安排。

除了上面两个比较重要的问题之外,借助于花粉的研究,也发现了一些次要的问题应作更动,可以分述如下:

1. 在 Dolichophyllum 群中的四个亚群,应作一些调整。在花粉形态上,有两个亚群 Dolichophyllum 和 Dolichostachys 以具有三合沟花粉的种类开始(表十五),而另两个 Brachystachys 和 Dolichophylliastrum 则以具二合沟花粉的种类开始。在前两个亚群中,Dolichophyllum 因有显著的离心花序而与 Rhizophyllum 群表示了最亲密的关系,因此它原来在表解中的位置是正确的,但是 Dolichostachys 原来处于离 Rhizophyllum 最远的、也就是最右方的位置上,现在按花粉形态看来是不合理的,应该提向左边,把它放在 Dolichophyllum 的右边,而处于另两个具二合沟花粉的亚群的左边,才算合理。

2. 另外,在 Neosceptrum 亚群中 Striatae 系里面的四个种,按我们原稿中的次序是 *P. striata* Pall.、*P. grayi* A. Nelson、*P. mandshurica* Maxim.、和 *P. furbishiae* S. Watson 现在如果按花粉检查的结果来安排,有着最原始的三沟花粉的美洲的 *P. furbishiae* S. Watson 应该放在最前面,有着较原始的三合沟花粉的、也属北美的 *P. grayi* A. Nelson 应放在第二位,而具有二合沟花粉的、亚洲的 *P. striata* Pall. 和 *P. mandshurica* Maxim. 则应顺序放在第三和第四位。

III. 花粉形态对系统安排无能为力的

在我们的系统中,也有一些一向在作者心中存疑的问题,想由花粉形态的检查中得到解决,但是这次的花粉研究却未能提供任何决定性的资料,得以实现这种愿望,这里择要提出两点如下:

1. 在我们的表解中,我们曾经根据外部形态上的相关性,很肯定地把某些对(轮)生叶的类群表示为起源于一些衍生的互生叶类群。例如 Polyschistophyllum 群表示为起源于 Neosceptrum,因为除了花冠之外,篦状细裂的叶子和宽卵形的苞片在体态上似乎很好地把互生叶的 *P. striata* Pall. (参阅植物志图版八, 9—12)和对生叶的 *P. pentagona* Li 与 *P. dichotoma* Bonati (植物志图版二十)联系在一起。同样地,由于 Rigiocaulus 亚群中的某些种类与另一些 Pedicularis 群中的种类表示了极大的体态上和花部构造上的相似性,例如对(輪)生叶的 *P. mairei* Bonati (参阅一,图版十五,右)之与互生叶的 *P. palustris* Linn. subsp. wlassowiana (Bunge) Tsoong (一,图版十二,左)、对(輪)生叶的 *P. comptoniaefolia* Franch. 和 *P. rigida* Franch. (一,图版十三,左,右)之与互生叶的 *P. nigra* Vant. 和 *P. corymbosa* Prain, 以及完全全缘叶的种类 *P. salicifolia* Bonati (植物志图版二十九)之与有着同形的、但是互生叶的 *P. angustifolia* Benth. 等等。在花粉的检查中,我们发现代表着 Polyschistophyllum 群中两个进化阶段、因而也代表两个单模式系的两个种都具有三合沟的花粉(表八)。疑为祖先群的 Neosceptrum 亚群开端的 Striatae 系,虽然在美洲的 *P. furbishiae* S. Watson 具有三沟的花粉,还有 *P. grayi* A. Nelson 具有三

合沟花粉，但是作为那两个系的直接祖先的亚洲的 *P. striata* Pall. 和 *P. mandshurica* Maxim. 却相反地具有二合沟花粉(表五)；与此相似，作为衍生的 Rigiocaulus 亚羣乃以三合沟花粉的 *P. salicifolia* Bonati 开始(表十一)，而被认为由之而来的 Pedicularis 羣呢，则所有的种类都含有二合沟类型的花粉。这样就使祖先群和后嗣群之间在花粉类型上发生了颠倒的情况。在再进一步检查所有对(轮)生叶类群的花粉时，竟然发现其中连一个像 Apocladus 亚群和 Pedicularis 群那样地直接以二合沟花粉的系——在前者中为 Hirsutae-verae，在后者中为 Hirsutae-centripetae——开始的群都沒有，这似乎表明了对(轮)生叶的类群，在花粉形态上较衍生的互叶群为保守。而这种情况又显然是与同样地从花粉上得来的在对(轮)生叶的类群中缺少任何三沟花粉的种类、因而认为比较前进的事实，形成了尖锐的矛盾。

矛盾的事实已经揭露了，我们应该如何加以理解呢？首先，我们必须把矛盾的两个方面，辨证地加以权衡，看那一方面是主要的。在本属中，三沟花粉是最原始的类型，这是无可爭辨的。想来很难找到任何理由来解释为什么沒有古老的三沟花粉的群却是古老的群；倒过来，我们却能在本属所有的群中找到在花粉比较前进的一个种类出现之后，后继的种类，立即就退回到原来的、较老的花粉类型的情形。既然在种间可以这样频繁地出现后退的情形，为什么又不能出现后嗣群在花粉形态上反比祖先群为原始的情况呢？

从外部形态对对(轮)生叶类群来看，有着显然是 Capitata-型花冠的类群，几乎沒有不经过由 Flammea-型而来的二齿型阶段的；在花冠属于 Flammea-型的类群如 Orthosiphonia，在进化较高的 Pectinatae 系中，*P. oliveriana* Prain 和 *P. fetissowii* Rgl. 的花冠盔部下缘，又发现了为 Capitata-型主要特征的长鬚毛。这些除了表示它们內在的异杂性外，不可能有其他含义。有这样异杂性的类群，除了从同样是异杂性的衍生类群而来，还能有其他的起源吗？

以上从花粉形态本身正反两面的辨证，以及从外部形态得来的结论，都指明我们的安排是合理的。至于是否的确如此，是不易证明的。花粉形态方面的实际矛盾还是存在的。

2. 这第一个问题的牵涉面是很广的，它涉及系统中三个亚羣，Sceptrum、Neosceptrum 和 Pseudapocladus 的安排问题。我们现在把在整理系统时所以采取象表解中所做安排的理由提出来，以便与现在所得到的花粉形态方面的资料相核对。

我们曾经详细地谈到过本属中的并行的进化现象(参阅一，92 页)，提出了 *P. striata* Pall. 和 *P. elata* Willd. 两个种来作对比，说明两者在体态上、尤其在叶丛和叶形上的异常相似性(参阅一，图版二十一，右，左)，而在花冠构造上又是如何地绝对不能调和(参阅植物志图版八，11 和图版五十二，2)，以印证这种相似只是表面性的，而实际上是一种并行现象。因此我们以为 Striatae 和 Sudeticae (里面包括 *P. elata* Willd.) 应该代表两个不相统属的两小羣植物。

在原来所设想的 Sceptrum 亚羣中，我们是想把由 *P. lachnoglossa* Hk. f. (参阅植物志图版九，1—3)来代表的单模式的 Lachnoglossae 系、和那含有三个种的 Recurvae 系(参阅植物志图版九，4—10) 包括在里面的，但是后来由于考虑到这两个系在外形上与 Striatae 系极其相似，因此把它们从 Sceptrum 亚羣中提出来，以与后一个系和另一个 Probosci-

deae 系共同組成 Neosceptrum 亚羣。

关于从 Compactae 系始，经由 Ornithorhynchae、Incurvae 以达于 Surrectae 的北美的几个系所组成的一羣相当统一的植物，我们也曾为它的安排付出了许多思考。它们大都具有丛生篦状基叶的体态，在花部大小趋势上显然是与 Sceptrum 相同的，是由大而小的，其最高级种类如 *P. groenlandica* Retz. 和 *P. attolens* A. Gray 等种的花部构造在精巧程度上甚至超越了 Sceptrum 中的 *P. excelsa* Hk. f.，可是它有着一个为其他疑系衍生的互生叶羣所沒有的特点，那就是里面杂有象 *P. mexicana* Zucc.（参阅一，98 页）那样保有代表 Rhizophyllum 亚羣特点的盔端多齿的种类（参阅一，83 页，图 2，c_1，及植物志图版六十二，4—5）。这一重要的偏向另一基本羣的特点，似乎把它与 Sceptrum 亚羣疏远了。由于这一羣植物，在体态上与 Striatae 和 Sudeticae 都一样地相似，而在花部上则两种重要的特点又各偏一面，花冠大小偏向 Sceptrum 而多齿型偏向 Rhizophyllum，如果我们重视了前一特点，就应该把这一羣植物与 Striatae 系相结合，以成为一个类羣而被放在 Sceptrum 左边而在表解中处于靠近右方的位置上，如果重视了后一特点的话，那么就应把它与 Sudeticae 相结合以成一类羣，而被放在系统与表解比较靠近中间的地位上；而后一办法也正是作者在那时所采取的。

现在试就这次花粉形态上所得的结果来核对这个牵联很广的问题。首先看一下 Sceptrum 和 Neosceptrum 之间的关系。按照原来的安排，那么在花粉类型方面情况有些颠倒了。在二齿型的 Striatae 系中，虽然北美产的 *P. furbishiae* S. Watson 有着三沟花粉，而 *P. grayi* A. Nelson 的花粉是三合沟的，但是产于亚洲而应该作为同一地区的 Lachnoglossae 和 Recurvae 系的祖先的另两个种，*P. striata* Pall. 和 *P. mandshurica* Maxim. 却有着二合沟的类型，这就使它们与前面两个高级系中的三合沟类型不相协调了，这似乎显示了原来的安排并不合理。但是如果我们把这种篦状细裂的叶子看成原来就是 Sceptrum 的特点，只是首次在 Lachnoglossae 系中出现——一种并非无理的看法，我们可以看到在 Sceptrum 中与浅裂叶的 *P. sceptrum-carolinum* Linn. 很近的 *P. grandiflora* Fisch. 已经有着细裂的叶子；表现得更清楚的是 Apocladus 亚羣的 Comosae 系中的 *P. uliginosa* Bunge，其叶子就非篦状的，而它的变种 var. *alpina Bunge* 则为篦状——那么，我们也可以把 Lachnoglossae 和 Recurvae 两个系提回到 Sceptrum 亚羣中去。现在试就花粉形态来看这种做法得到什么结果。在花冠上，由于 Lachnoglossae 和 Recurvae 两系中的种类，在盔上被有厚毛，在亲缘上似乎与 Sceptrum 亚羣中的 Lasiophrydes 等系的种类接近些；在花粉类型方面，把这两个系的种类提入之后，也使 Sceptrum 中的 *P. rhodotricha* Maxim. 单独地具有三合沟类型的孤立状态得到改善，而在 Neosceptrum 方面呢，则提去了这两个系后，使得前面说过的在亚洲的种类中，二合沟种类在前（Striatae 的两个种）而三合沟的种类在后的矛盾，也能得到改善。但可惜的是，Sceptrum 在花粉形态方面经过处理形状不变的规律（表四）在加入了 *P. lachnoglossa* Hk. f. 的原来长球形，处理后变为扁球形和 *P. angustilabris* Li 的处理后由球形变为扁球形这两种情况之后，就被打乱了。如果从 Sceptrum 自无齿型经由舟形再至长喙型这一漫长的外部（花冠）形态上的进化而沒有改变花粉的类型，而且也当然沒有改变其处理后不改形状的特性看来，把这些改变形状的种类加入而破坏了它的统一性，那也是大不合理的。再看原来的安排，Neosceptrum 在开端处

的 Striatae 系里，花粉类型就从三沟的到二合沟都包括在内，*P. grayi* A. Nelson 和 *P. striata* Pall. 是极近的种类，但是前者的花粉是三合沟的，而后者则是二合沟的；在这个系里，上面两个种有着很大的花，看来应该是最低级的种类，*P. furbishiae* A. Watson 花较小，齿也不那么明显，算来应该比前两种前进些，但是它却偏偏有着三沟花粉！再看上面的 Proboscideae 系的两个种，*P. brachystachys* Bunge 有着三合沟花粉，而 *P. proboscidea* Stev. 有二合沟花粉，这样一来，后一种又与后随的 Recurvae 系中的三合沟颠倒了。这样看，即使我们把 Lachnoglossae 和 Recurvae 系提回到 Sceptrum 里去，也无补于前两系中错乱的情况！

现在再谈关于 Pseudapocladus 亚羣的问题。如果我们把 Lachnoglossae 和 Recurvae 两个系放回到 Sceptrum 中去，这样做的结果使得 Neosceptrum 中只剩下了 Striatae 和 Proboscideae 两个系了。我们可以把原来 Pseudapocladus 亚羣中从 Compactae 到 Surrectae 的四个系，移到右边来与剩下的两个系共同组成 Neosceptrum 亚羣，同时也根据 Comosae 系中既存在着具有篦形细裂叶的 *P. uliginosa* var. *alpina* Bunge 也存在非篦叶的 var. *uliginosa* Bunge 这样的情况，可以把 Sudeticae 系中一部分的种类如 *P. sudetica* Willd.、*P. villosa* Ledeb. 和 *P. elata* Willd. 与 Comosae 系（属于 Apocladus 亚羣，如果取消了 Pseudapocladus 亚羣，则前者即变为一个羣了）相合并，而另一部分象 *P. scopulorum* Gray 和 *P. cystopteridifolia* Rydb. 这样的北美产种类则归入 Striatae 系中，而把整个 Pseudapocladus 予以取消。这样做看来在花粉类型上也无法改变 Neosceptrum 原有的 Striatae 和 Proboscideae 两个系中的颠倒情况，而且由 Pseudapocladus 提来的四个系中，前面的 Compactae 系的 *P. orizabae* 有着二合沟的花粉（表十二），Surrectae 系的 *P. groenlandica* Retz. 也有二合沟花粉，偏偏夹在中间的 Incurvae 系（*P. incurva* Benth. 一种）却有三合沟的花粉。

根据以上的情况，更加使我们相信某些羣中花粉在类型、形状和大小上，都表示了很稳定的统一性，因而也容易作系统的安排，而在另一些羣中，花粉在各方面都表示捉摸不定的特点，因此无论如何安排都不合适，是由原始的基本羣和衍生的异杂羣的差别而来。而这种难于捉摸的情况，也使得花粉形态对于分类系统的安排，在许多涉及异杂羣的地方无能为力了！在较小的方面，例如说要把 Sudeticae 系的一部分种类和 Striatae 合并，而另一些种类又与 Comosae 相合并的时候，由于这三个系都具有二合沟花粉，而使花粉形态在对于那一些应该归入前者，那些应该归入后者这一点上变为毫无用处。

3. 另一个稍稍较次但也并非不重要的问题是 Salicifoliae 这个系的归隶问题。代表这个系的单模式种，*P. salicifolia* Bonati 有着几乎全缘的叶子（参阅植物志图版二十九，1—3）。这种征状一方面与 Integrifoliae 系的 *P. integrifolia* Hk. f.，尤其是它的亚种 subsp. *integerrima* (Li) Tsoong（参阅植物志图版六十二，1—3）非常相似，可是另一方面也与 Pedicularis 羣的许多种类如 *P. angustifolia* Bth.、*P. angustissima* Greene、*P. racemosa* Douglas 等雷同，李惠林显然是受了前一种相似性的影响，所以把 Salicifoliae 与 Integrifoliae 结合起来，以组成 Holophyllum 组。这样做我们认为是不合理的，其理由在于 *P. salicifolia* Bonati 是低海拔的种类，生于 900—3000 米高度上的空旷多石的草原中，因而有着多少木质化的茎和一年生的习性，而 *P. integrifolia* Hk. f. 则生于 2700—4200 米的高

山荒漠中,因而是多年生的,具有草质的茎,叶子的相象,显然只是表面性的现象。按照我们看来, *P. salicifolia* Bonati 除了在叶形上与互生叶的 Pedicularis 羣的许多种相似之外,也与对(輪)生叶的 Rigidae 系的 *P. comptoniaefolia* Franch. 相似,不但如此,在低海拔的分布和一年生习性与木质化的茎方面,也与之相符。在另一方面, *P. integrifolia* Hk. f. 则在体态和叶子及苞片的形状上与 Lyratae 系的 *P. lyrata* Prain 和 *P. polyodonta* Li 极为近似(在植物志图版六十二中,我们为了作比较,故意地把它们画在一起),在海拔分布上它在我国西藏的帕里高原 4,200米以上的寒荒漠上与后面两种中的前一种同生于一处。基于这种原因,我们把 Salicifolia 放在 Rigidae 之前,作为 Rigiocaulus 亚羣的成员(参阅三,237 页),而 Integrifoliae 则与 Lyratae、Debiles 和其他的系相合而成 Brachyphyllum 亚羣。这种处理,在外部形态和生境的相似性方面是有很大优点的,但是我们更希望在花粉形态的研究中得到新的支持。可惜在检阅之后,发现 Salicifoliae 系的三合沟花粉,正好为 Lyratae 系的同一类型的花粉所重迭,因此而得不到任何印证。

此外, *P. microcalyx* Hk. f. 也提供了一个对种的安排问题花粉未能提出任何依据的例子。这个种我们也曾想把它放在 Apocladus 亚羣中,也曾想、而且在植物志中已经把它放在 Pedicularis 羣中,但是从外部形态说来也都觉得不很合适,现在从花粉上看来,无论照植物志中的安排,还是照另一方案处理,它的三合沟的花粉都使它在许多二合沟的附近的种类中显得突兀而得不到协调;同时这种花粉形态也未能提供别的更为合适的位置。

以上这些情况表明,在本属中花粉形态在基本羣中要比在各方面都捉摸不定的衍生羣中对于分类提供有力得多的证据。

二、花粉形态和地理分布与外部形态和地理分布间的核对

我们曾经在一和二中详尽地讨论了以外部形态为根据而得出的地理分布的各个方面,并且还涉及了饶有兴趣的本属的纪年问题。现在试再以花粉形态为根据,来核对我们以前所提出的论述,看看是否两相符合。为了方便,这里将外部形态与分布之间的联系扼要重提,以为论辨的基础。

这一属的总的分布趋势是由北向南的。从外部形态来看,一个基本羣 Sceptrum 的分布面积由 *P. sceptrum-carolinum* Linn. 从北极扩展到了中国,主要在西部它逐渐进化到有喙类型,而在东喜马拉雅达到了发展顶峯的具有极长的喙的 *P. excelsa* Hk. f.; 从花粉形态上来看呢,前面所说的那个先驱种也把三沟类型的花粉带到了中国西南部,在那里一直到了生于四川西部和云南北部的 *P. rhodotricha* Maxim. 才出现了三合沟的花粉,而二合沟则出现在前面所提到的东喜马拉雅的那一个高级种类中。在另一个基本羣 Rhizophyllum 中,情况几乎沒有差别。*P. oederi* Vahl 从北极把这一类羣的分布面积扩大到中国,然后经过二齿型、多齿短喙型、一直到东喜马拉雅的长喙长管型 *P. megalanta* Don。从花粉形态来看,前面所提的低级前驱种把这一羣发轫的三合沟类型花粉带到了中国,在中国西部以及喜马拉雅山脉东部的 Filiculae 系中才进化成为二合沟类型(*P. wallichii* Bunge, 或许还有同系花粉未被检查过的种类)。由这两个基本羣的较原始的 *P. sceptrum-carolinum* Linn. 和 *P. oederi* Vahl 各自地把自己羣中的三沟和三合沟花粉由北极带到了中国,而且在花冠经过了几个进化阶段的強烈发展之后,也并未在花粉的类型上促成任何

变化，可知花粉形态的变化，要远比外部形态为保守。以这种情况来判断，那么在地理分布上现在还局限于北极圈内或极高的纬度上而显然是就地发生的，但其花粉已然属于本属中较高的类型——二合沟——的那些种类如 *P. hirsuta* Linn.、*P. lanata* Cham. et Schl.（它们在花序上甚至还是与正统的 Rhizophyllum 的种类 *P. flammea* Linn. 和 *P. oederi* Vahl. 一样地是离心的，因此在外部形态上完全属于同型）、和 *P. lansdorffii* Fisch. 等，是决没有可能从这两个基本羣里面的任何一个中以纯正的繁育（true-breeding）得来。据此，对现在所看到的这种花粉类型在世界上的地理分布格局的合理解释，似乎除了我们以前所提议的为杂种优势所促成的假定之外，就很难有他途可循了（参阅一，97 页）。不但如此，在北极还有也具二合沟花粉、而在花冠上已然稍稍进化（双齿型）而且同样局限于北极地区的 *P. hians* Eastman[1]，和分布较广而在花冠上具有短喙而更前进一些的 *P. lapponica*，以及喙更长的 *P. resupinata* Linn. 和它的近种。这些事实都与在北极各自地只有三沟和三合沟型的种类而这两个类型的花粉只在到达了中国西南部或更南的地区才取得进展的两个原始羣的分布格局无法调和。这些种类显然都是在当地首先由 *P. lansdorffii* Fisch.、而后再依次递变进化而成；它们的分布是不能与具有 Sceptrum 的 Capitata-型花冠中登峯造极的构造的、但其在北极的存在显然由于跟随退缩的冰川而来到这里的 *P. groenlandica* Retz. 相比拟的；它们有着相反方向的分布！反过来看一看南方如何呢？因具有全属中最长花管而与 Sceptrum 根本不相符合，而另一方面，其长管又与无齿型盔部相结合，因而也难于说它与 Rhizophyllum 的 Longiflorae 和 Megalanthae 两系有直接联系的 *P. perrottetii* Benth.，却又比属于两个基本羣而产于东喜马拉雅的 *P. excelsa* Hk. f. 和 *P. megalantha* Don 分布得更为靠南，而出现于得康半岛尼尔歧利山中。不但如此，它还不象前面两种这样地各自有着近亲分布在相近地区，如与前者相近的 *P. vialii* Franch. 和与后者相近的 *P. megalochila* Li 和 Longiflorae 系的许多种类，而是不但在形态上是孤立的，而在分布上也是孤立的——也见于得康半岛南端和锡兰的 *P. zeylanica* Benth. 虽同属一个类羣，但在形态上与它相去很远，这表示它是以一种残遗的状态存在的。从花粉形态上着眼，它虽与 *P. excelsa* Hk. f. 和 *P. megalantha* Don 有着相同的二合沟类型，但是它的二合沟显得是与那两个种的二合沟没有直接的渊源，而应该被认为由其本羣（Pedicularis）中一开始即为二合沟类型的种类中传下来的。

依照以上所叙的看来，本属的外部形态与地理分布之间的相关性，不但完全与花粉形态与地理分布之间的相关性相对应，而且更因花粉形态的进化在基本羣中所显示的保守性和在某些衍生羣中的易进性而显得更为突出。比在外部形态上衍生类羣反较两个原始羣更早地取得有齿型、有喙型和长管型这一事态更显著，那些发生较早的衍生羣（Pedicularis、Apocladus）在花粉形态上于 Sceptrum 取得三合沟和二合沟类型和 Rhizophyllum

1）有关花冠上发生变异时在分类上的处置方法，我们通过植物志的编写，已经有了新的看法。从前一直都把花冠上的单一项的变化，无论其属于基本花冠型式的进化步骤如无齿型变为有齿型，抑或是并不代表进化部骤而仅仅是附属物的增添，如盔上出现鸡冠状凸起等等，在其他花部和体态没有变化的情况下，都作为变种看待。但是现在以为凡正式代表正统的花冠进化步骤的改变，即使在其他征状不变的情况下，也应该作为一个种来看待，这样做能使一个系里面的种类，得以在进化程度上处于同一阶段之中，例如把有齿的、从前被放在 Verticillatae 系中的种类，被另作一个新系 Metaverticillatae，以放在前一系的后面。有齿的 *P. hians* Eastman 从前也曾被作为变种（参阅二，30 页，*P. lansdorffii* Fisch. var. *hians* (Eastman) Tsoong 这一非正式的合并），但按现在的看法，应把它当作一个种而提上去放在二齿型的 Palustres 系中去。

取得二合沟类型之前,取得了三合沟和二合沟类型(Apocladus 羣中之具有单沟或沟不明显种类,也表示衍生羣比原始羣进化得早)。这样,在花部形态上出现于基本羣中的有齿型、有喙型和长管型,以及在花粉形态上出现于两个基本羣中的三合沟和二合沟类型,作为被继承的原始型式(archetype 或 prototype),在继承它们的型式的后代出生时,它们却还并不存在,而在后来才又成为现实,而在现世上与其继承者肩并肩地生存在一起! 如果象外部形态与地理分布和花粉形态与地理分布之间的双重核对所告诉我们的那样,这种基本羣和那些早出的衍生羣之间在进化程序上所发生的颠倒是确实的话,那就将不可避免地引导到、同时也证明了我们从前所提出的本属的起源是二系的,而其进化则为直线发生的那种假设了[1]。与此相关,这种颠倒所引起的纪年与进化顺序,换句话说,与亲缘先后之不相符合,也是有趣而值得注意的。

三、以分类系统来与花粉形态相核对

从辨证唯物的观点来看问题,天下事物之间的关系将永远是相互的,而不可能是单方面的,这在花粉形态的研究中也决不会有例外。这次对本属花粉的研究,其主要目的固然在于拿它来证明我们所提出的分类系统是否合乎自然现象,但是在研究过程中曾深切感到系统本身也反过来对花粉形态中现象的解释起着极重要的作用,可以把见到的提出来谈一谈。这也有以下两点:

I. 按不同系统来看本属的花粉形态

在广孢粉型(eurypalynous)的属如马先蒿这样的属中,花粉在同一类羣中按形态类型循序而进是很显然的。这种花粉进化的动态——包括前进和后退——是离了系统无法追踪的,这是系统安排对花粉研究的一个重要帮助。不过这种帮助是有其先决条件的,那就是要求系统至少基本上是正确的,换言之,就是合乎自然亲缘的,否则按照系统所提供的排列次序,来寻找花粉类型之间的关系,就会感到庞杂错乱而没有意义。我们可以马先蒿属为例,来检查一下这个问题。

先试以林泊利许氏的系统(W. Limpricht: Studien über die Gattung Pedicularis, Repert. Sp. Nov. *XX*, 161—265, 1924; 亦可参阅一, 97 页)来代表"横"的安排,看会得到什么结果。他的 Erostres(无喙类, 198 页)下面的 Anodontae alternifoliae(无齿互叶组),其内容就形成了一种大杂烩。在 A 项 Sceptra(亚组)下面,大部分是我们系统中 Sceptrum 羣下 Brevilabium 和 Sceptrum 两个亚羣的、大多含有三沟花粉的种类,但也包含一部分不应放在这里的种,例如 Acaules 系;而在 B 项 Subbidentatae(亚组)之下呢,则既有应该归在前面 Sceptra 里面、有最大可能含有三沟花粉的(未检查过) *P. densiflora* Benth. 和 *P. tripinnata* Mart. et Gal. 等种类,也有含三合沟花粉而属于我们系统中 Rhizophyllum 亚羣的先锋种 *P. flammea* Linn. 和 *P. oederi* Vahl,更还有含二合沟花粉而在我们系统中作为 Pedicularis 和 Apocladus 羣的前驱的 *P. lansdorffii* Fisch.、*P. lanata* Cham. et Schl.、*P. hirsuta* Linn. 等种类。试问含有这样错杂种类的一个类羣,能在花粉研究中看出什么意义来呢?

---

1) Orthogenesis 这个术语,曾在三, 249 页里和新系统学的译本中译作"直线进化",现在感到不如与 Ontogenesis (个体发生)和 Phylogenesis (种系发生)取得一致,而译作"直线发生"为佳。

再看一下在系和在同一系中种类的排列次序，也很有趣味。在A项下，被放在最前面的是 Acaules 系，它的种类中主茎削弱的这种次生的征状正是 Dolichomiscus 亚羣中有着同样征状的一大羣种类的开端，但却被当作全属最原始的类型看待而放在最不合适的位置上，这是与如果按纯花粉观点来分类而把它们归在 Sceptra 一起一样的做法，这样就使 Dolichosmiscus 亚羣失去了在花粉类型上与 Sceptrum 的联系。在系内种类安排方面，Hirsutae 系里面具有最小的花冠、含有三合沟花粉而为 Rhizophyllum 亚羣的先锋种的 *P. flammea* Linn. 被放在殿后的位置上，而含有二合沟而为其他衍生羣的始祖的 *P. lansdorffii* Fisch.、*P. hirsuta* Linn. 等则恰恰被放在领先的地方。这种情况明白地显示了如果不先从外部形态上得出基本上合理的、"纵"的系统的话，即使有了花粉研究，不但不能对系统起帮助作用，而且想用系统来作花粉形态的解释，也是无能为力的！

再试以李惠林氏的某一程度上"纵"的系统来与花粉形态相核对。首先他所分的三个"羣"(Group)，Cyclophyllum，Allophyllum 和 Poecilophyllum 是人为的。后两个羣的分开是不合理的。应该跟在第二羣的 Sect. Rhizophyllum Ser. Pumilliones 系之后而具有最明显不过的离心花序的 Longiflorae 系，却被放在第三羣中；尤其是把所有的对(輪)生叶种类不管其亲缘靠近 Sceptrum 抑或 Rhizophyllum 亚羣都放入第一羣中，并把它们认作本属中最原始的种类，正象前面已经提及过的那样，已完全为其只含有三合沟和二合沟、但缺少三沟类型的这一花粉形态的事实所否定了。不过这里有一个与所有"横"的系统不同的情况存在着，那就是他所分的有些组，例如 Lasioglossa 和 Rhizophyllum (即我们的 Sceptrum 和 Rhizophyllum 亚羣)是基本上正确的，如果能在得到系统的概念之后，就得到花粉形态研究的帮助的话，则可能李氏也会获得两个基本羣的概念，而得出与我们所得的相类似的系统来的；当然在没有得到这方面的帮助之前，仅从外部形态来形成基本花冠型式的概念是比较费事的。这里很好地显示了花粉形态能够对分类系统起多大的作用！另外，在花粉形状的变异和花粉大小的趋势方面，如果没有合乎亲缘关系的系统，而把种类顺序安排的话，那将与种类的海拔分布(参阅三，221 页及以后各页的论述) 和生境情况(参阅四，230 页及以后各页)一样，就会得不到相互间的正确关系和发展的趋势了。

II. 从我们的系统来看本属花粉进化

关于本属花粉进化的问题，张金谈同志已曾在第一部分中提及过，这里我们再按分类系统来深入地讨论一下。从最原始的三沟花粉开始，我们看到有着不容怀疑的传代关系的 Sceptrum 亚羣(表四)中，有同属于 Trichoglossae 系的两个种，*P. trichoglossa* Hk. f. 和 *P. rhodotricha* Maxim.，它们的关系虽近，但是在花粉类型上却已然不同，前者还继承了上一个系的三沟类型，而后一种则已进而取得了三合沟的花粉。与此相类，在进化程度更高的种类里，*P. vialii* Franch. 和 *P. excelsa* Hk. f. 是很相近的种类，但前者仍有三沟类型的花粉，而后者则取得了二合沟类型。

在与 Sceptrum 相对的 Rhizophyllum 亚羣中，*P. wallichii* Bunge 首先打破了本类羣由 *P. flammea* Linn. (这一个种的花粉我们没有检查，但据 Ertman 的记载，其花粉也是三合沟类型)开始的三合沟传统而取得了二合沟的花粉。但是最有说服力的证据，则为由于具有结合成斗的叶柄和苞片而使人无可置疑的 Cyathophora 羣所提供，在那里清晰地从三合沟的 *P. rex* C. B. Clarke 进到了二合沟的 *P. superba* 和 *P. cyathophylla* Franch.

(参阅一,图版二十六、二十七)。

本属花粉的最高阶段出现在 Apocladus 亚羣的高级种类中,那里的 Oxycarpae 系的两个较前进的、互相切近的种 *P. davidii* Maxim. 和 *P. torta* Maxim. 为本属中做过花粉检查的、仅有的含单沟(或沟不明显)的种类。按照我们的系统, Apocladus 是一个衍生羣,而从花粉方面来看,也得到同样的结论。它的以二合沟开始的花粉,使它最先进入单沟类型是不足为奇的。虽然同样以二合沟开始的 Pedicularis 羣还仍然停留在二合沟阶段上。

另一值得注意之点是花粉的进化,一般固然是循序而行的,例如在本属中由三沟而三合沟,而二合沟、而后单沟(或沟不明显),但是飞跃前进的情况也并不是沒有的,这可以由两个例子来证明,第一个例子由 Acaules 系和 Vagantes 系所提供。*P. artselaeri* Maxim. 有着三沟的花粉,而 *P. vagans* Hemsl. 则具二合沟花粉。实在说,这一个还不能算是很好的例子,因为它是并非完全沒有疑问的。人们可以对系统安排表示怀疑,也可以猜想里面也许有缺失的环节,但是还有比这更好的第二个例子。如象已经提及过的、*P. vialii* Franch. 与 *P. excelsa* Hk. f. 是很近的种类,有着极相似的体态,尤其是几乎一样的叶子和花序,虽然在花部构造上后一种比较精巧一些。有的作者曾把两者放在一个系, Excelsae 系中,但有的作者则把它们分为两个系而把前一种另立一系,而名之为 Subsurrectae 系。至于我们呢,在表解里曾采用了前一种办法,而在植物志中呢,则又改用了后一种办法,光这一点似乎已经足够证明这两种之间的亲密关系了。可是在花粉形态上,前者是三沟型的,而后者则一跃而进为二合沟型了(这一点也反过来证明还是把它们分成两个系好些)。

以上只谈了花粉的前进,但是在前进的过程中,后退或还原的情况也经常出现,例如出现了三合沟后又重新回到三沟,或出现了二合沟后再出现三合沟或甚至三沟的情况。这种情况,如果按照外部形态的观点,也就是以我们的系统来核对的话,里面似乎有着两种不同的含义。第一种含义看来表示眞正的后退或还原,这种后退往往表现为一些孤立的、与邻近的种类断绝联系的例子,虽然这种孤立的情况,既可以同时表现在外部形态上,也可以在外部形态上毫无反映。现在试举两个例子来谈谈。第一个例子是 Dolichomiscus 亚羣(表七)中的 *P. batangensis* Bur. et Fr.。按表四中所示,这个亚羣是以三沟的 Acaules 系的 *P. artselaeri* Maxim. 开始的,而后随的 Vagantes 系的 *P. vagans* Hemsl. 略过了三合沟阶段而直接地进入了二合沟阶段,后一花粉类型,除了 Batangenses 系的突然出现三合沟花粉的 *P. batangensis* Bur. et Fr. 以外,一直被保持到种系发生线的顶端 Muscicolae 系。在这一例子中,这种花粉类型的突然改变是为外部形态的变异所伴随的,它的相当木质化的茎和萼的直立部分前缘的一对齿(参阅植物志图版十七,1—2,可与同图 3—4 和图版十八的其它近系的种相比较)是这一亚羣中其他种类中所不见的。第二个例子发现于 Apocladus 亚羣中。在这一个在外部形态上主要与 Rhizophyllum 表示亲密关系的类羣中,除了 Oxycarpae 系中有两个具有更高级花粉类型(单沟或沟不明显)的种类之外,几乎全部都是具有二合沟花粉的种类,但是在开端的 Foliosae 系中却突然出现了一个含有主要为 Sceptrum 所具有的三沟类型花粉的种类,那就是 P. condensata M. Bieb. 不过,不象在前一例子中这样,这个种在外部形态上与 Foliosae 系中的其他种类并无任何引人注目的变异,来反映在花粉类型上的突然后退。以上这两个例子,不能不使我们联想起在 Cy-

clocladus 亚羣中曾为我们提及过的、远隔好几个进化世代(参阅二，20 页附注 1)的 *P. salviaeflora* Franch. 与 *P. gracilis* Wall. subsp. *gracilis* (参阅植物志 78 页)分享着相同的体态的这个例子来(参阅一，93 页，图版十七,右与二十四,左)。象以上所举的这种样子的例子,照观察所及,似乎只出现在衍生羣中。至于第二种含义则似乎只是一种在获得某一新类型而尚未固定下来之前的摇摆不定的情况而已。试看 Rhizophyllum 的花粉进化程序(表 16)，从无齿型的 *P. oederi* Vahl 起至有不很长的喙、而属于 Filiculae 系的 *P. filicula* Franch. 都有着三合沟的花粉,但是同一系中的 *P. wallichii* Bunge 却开始了二合沟花粉类型；然而三合沟类型并不就此一去不返，而是在以后几个系中再度返回，到了 Pumilliones 系的 *P. bella* Hk. f. 和 *P. przewalskii* Maxim. 两个种中,才又重新出现二合沟类型，这一次的出现，方在后继的 Longiflorae 和 Megalanthae 系中得到固定 (参阅一，83 页，图 2)。与此相似，在 Sceptrum 亚羣中(表四)也是经过了漫长的三沟类型阶段之后才出现 *P. rhodotricha* Maxim. 的三合沟类型的；同样,在这里这种新类型也沒有立卽得到固定，却重新又看到三沟类型的返回。这种反复摇摆的情况，看来表示出一种保守性，因为这是仅为两个基本羣所独有的情况。以此与含有后退意义的前两个例子之出现于衍生羣中来作对比,是有深长的意味的。

拿我们的系统安排来和花粉类型的进化相核对,也在衍生类羣的花粉继承方式上,发现一些饶有兴趣的规律。每当一个新的类羣出现的时候，其肇始种有时象在花部构造上一样，从其所由来的两个亲本羣中比较靠近的一个带来了花粉上的原始征状，正如我们在 Dolichomiscus 亚羣中所看到的那样。在这一亚羣的开端处，Acaules 系的两个种，*P. acaulis* Linn. 和 *P. artselaeri* Maxim. 在花部构造上从 Sceptrum 亚羣带来了较大的、下唇依伏于上唇的花冠型式,而前一种更带来了盔部下缘的长鬚毛。在花粉形态上,至少已经看到后面一种继承了 Sceptrum 的三沟类型。与此情况相同的还有那些较靠近 Rhizophyllum 亚羣的类羣，它们也同样地继承了其比较靠近的祖先羣的花粉类型,而是以三合沟类型的种类为其先锋种,因为我们知道 Rhizophyllum 从原始的到相当高进化程度的种类都有着三合沟花粉。

恰恰与此相反,有一些羣和亚羣却一开始卽以前进的姿态出现,它们的先锋种并不继承它们所靠近的亲本羣的原始花粉类型,而是取得了其中的前进类型,虽然在外部形态上还矛盾地表现出原始性。其中最突出的例子是一出现卽为二合沟类型的 Pedicularis 羣。前面已经说过，二合沟类型的花粉，在 Sceptrum 亚羣中只在最高程度的种类 *P. excelsa* Hk. f. 中才出现，而在 Rhizophyllum 中虽然出现得早一些,但也已经到了花冠喙部相当长的 P. wallichii Bunge 了。因此这些类羣之在一出现卽取得在花粉类型中很前进的二合沟,是大有意义的。

总的说来,本属的花粉类型与进化花冠型式之间的关系,是很复杂的。花粉类型的改变，似乎是与花冠进化无关的，但有时又似乎有些关系[1)]。在 Sceptrum 和 Rhizophyllum 两个基本羣中,同一花粉类型可以经历花冠方面所表现的几个进化步骤而毫无变动,但是也可以倒过来在同一的、在进化花冠型式上毫无差别的种类中，发现两个或甚至三个不

---

1) 参阅一，81 页中关于基本花冠型式与进化花冠型式之间的区别。

同类型的花粉。例如 Tatsienenses 系的极相靠近的 *P. tatsienensis* Bur. et Franch. 和 *P. chenocephala* Diels、Trichoglossae 系的 *P. trichoglossa* Hk. f. 和 *P. rhodotricha* Maxim. 都各自地有着不同的花粉类型；以二合沟类型为主的 Foliosae 系中突然出现三沟的 *P. condensata* M. Bieb.；以及 Striatae 系中同时有着三沟的 *P. furbishiae* S. Watson、三合沟的 *P. grayi* A. Nelson 和二合沟的 *P. striata* Pall. 和 *P. mandshurica* Maxim.。总的看来，在种类比较多的、花粉类型一出来比较原始的类羣中，改变类型就比较保守，在衍生羣中，无论种类多少，如果一出来时花粉类型比较原始的，那就很快会改变而前进[1)]；但也可以一出来即以进步类型开始，然后又因已然取得前进类型而不易再向前进，以至全羣均拥有同一类型的花粉而显得保守了；这后一情况乃以 Pedicularis 羣为其最好的例子。

結 尾 語

以上的讨论，是由本属 190 多个种的花粉资料中得出的，而这一数字约等全属种数的三分之一。虽然在这次研究中，凡重要的方面，如两个基本羣在花粉类型上的对立、*P. lanata* Cham. et Schl. 和 *P. lansdorffii* Fisch. 的花粉之属于二合沟类型、Pedicularis 羣的全部和 Apocladus 亚羣之几乎全部都是二合沟类型、所有对(輪)生叶类羣中沒有出现一个含有本属花粉最原始类型——三沟花粉的种类、以及同一类型的花粉在一个基本羣中有着由大而小的趋势而在另一羣中则恰恰相反的情况，都与我们事先依靠外部形态而得来的预期相符合，但是在细节上却也有一些意外而与外部形态不相符合的情形，例如同属一系而外形比较相似的种类，却含有不同类型的花粉，这也表现出本属的花粉有一定程度的难于捉摸。虽然这种难于捉摸性部分地来自衍生类羣的杂异性，以及在进化中花粉类型与进化花冠型式之间的缺乏明显的相关性，但其结果是相同的，这使得推测任何一个种类的花粉类型沒有把握。为此，想要彻底了解这一个在进化上有特殊意义的属的花粉形态，显然非要把全部种类的花粉加以检查不可了！可惜由于材料和时间的关系，现在还沒有这种可能，只有留待以后了。

1) 这一点是与那些发生在纬度上靠南而种类不多的类羣——例如 Cyathophora 羣——中，花冠很快前进的情况相合的。